中華農業研究 27(3):267~290 (1978).

水稻細胞質雄不稔性之一些性質[1]

成游貴　　黃眞生[2]

摘要：爲明瞭稻細胞質雄不稔性之性質，以具有 Chinsurah Boro II 細胞質雄不稔性之臺農 61 號、臺中 65 號、臺南 5 號、新竹矮脚尖、IR-579-48-1-2；新竹矮脚尖×臺南 5 號之 F_1 以及其各親本等諸品種爲材料，進行本試驗，所得結果概述如下：

1.花粉母細胞減數分裂之觀察結果，親本、細胞質雄不稔系統及 F_1 等並無明顯之染色體異常發生（僅約 0～2％之單價，四價，染色體橋及 13：11 之分離比出現），證實染色體之變異與不稔性無關。

2.細胞質雄不稔個體，除 TNG 61 MS, TC 65 MSI 及 IR-597-48-1-2 MS 在 30/25°C 日夜溫下成部份稔實外，其餘各系統不論溫度如何，均僅有甚低的花粉率和結實率。此外套袋可使結實率降低，如 IGG (10%)，TC 65 (7%)，TNG 61 MS (15%)，及 IR-579-48-1-2 MS (10%)。

3.在人工氣候室 20/15°C 日夜溫下，第一期作所有供試品種，其花粉率與結實率皆很低，幾乎爲零（約 0～5％），30/25 較 25/20°C 者產生較高之花粉率與結實率，二者平均花粉率之差異依次爲 10～16％(親本)，12%(TNG 61 MS), 0%(TC 65 MS)。平均結實率之差異爲 20％ (TNG 61 MS), 3% (TC 65 MS)。30/25 及 25/30°C 之溫度對第二期作之花粉率和結實率的影響與一期作相似。

4.在 30/25 與 25/20°C 日夜溫下，親本與細胞質雄不稔系統，或親本與 F_1 之花粉囊胞子原層並無明顯異常發現，故胞子原層的異常與細胞質雄不稔性並無密切關係。在 20/15°C 下之胞子原層除 TC 65 MS 外，則有種種異常發生，如胞子原層之肥腫，類似原形質漿物質之產生，胞子原層之不完整性與不正常之花粉等。胞子原層異常發生之頻度在小胞子第一收縮期爲 26.3%(TNG 61)，20.65％ (F_1)，，其餘供試品種則爲零。在第二收縮期爲 41.48％ (TNG 61)，25.25％ (TNG 61 MS)，25.68％ (TC 65) 及 31.47% (TN 5)，故冷溫之感受期可能從小胞子第一收縮期至第二收縮期。

5.柱頭發芽試驗之結果，無論親本或細胞質雄不稔個體其花粉粒皆能在其本身之柱頭上發芽。親本發芽率，TNG 61 有 20.8%，TC 65 有25.5%，TN5 有 24%，均較細胞質雄不稔的 TNG 61 MS (0～12.6%)，TC 65 MS (0～13%) 及 TN 5 MS (12.8～24%) 爲高。發芽率與花粉率，發芽率與結實率，花粉率與結實率間之相關係數各爲 0.72、0.74 和 0.95。

6. Ethrel (2-chloroethylphosphonic acid) 處理之結果，噴施 4,000 及 3,000 ppm 間之效果無明顯差異，而以在 booting 和 late booting 兩個時期降低結實率之效果較好，親本結實率約降低 20～30％，而細胞質雄不稔個體則幾乎可達100%不稔之程度。但 Ethrel 處理附帶引起一些不良影響，如每穗花數之減少，株高之降低等。

7.由熱處理之結果，不論濕潤種子之熱水處理或乾燥種子之乾熱處理，細胞質雄不稔個體之花粉率與結實率皆無提高之趨勢，故水稻細胞質雄不稔性物質不能經由熱處理而使去活化。再者，葉蟬傳遞試驗結果，除 TNG 61 有一株之結實率有下降之趨勢外(約 25～95% 之間)，其餘各品種皆無變化，故不稔性物質似乎不適於應用葉蟬來傳遞。

---

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告 第 847 號。本文曾受行政院國家科學委員會獎助，謹此誌謝。
2. 國立臺灣大學研究生，本所農藝系技正。

本省水稻育種之慣用法，近年來成效已感不足，且已接近飽和狀態。爲突破此種狀態，利用雜交種水稻之雜種優勢，將成增產之新途徑。1966 年 Shinjyo [39] 以 Chinsurah Boro II 和臺中 65 號爲親本做正反交配，然後兩種 F_1 分別與兩親做正反回交及一系列的回交，首次證明栽培稻內確實有細胞質雄不稔與稔性恢復因子存在。水稻經濟雜交種子之生產，有賴於細胞質雄不稔性和稔性恢復基因之利用，以及如何能在雄不稔的植株上得到更多的雜交種子。目前有關水稻細胞質雄不稔性之性質、發生機構、稔性恢復基因座之位置及其表現的型態等，所知不多。由於純粹之細胞質雄不稔系統得之不易，而不適當之恢復系統亦常帶有不利之遺傳基因，因此欲得細胞質雄不稔與其稔性恢復系統，每每須經由多次回交，又由於回交過程所獲種子量不多，而不稔性與稔性恢復系統又往往對環境因子如溫度、季節等成不穩定之狀態 [6,20]，均足以影響雜交種子之生產及其產量。故另一方面，以尋求誘導不稔性與稔性之物質，個別的施用於正常之系統，可能將是一捷徑。Frankel 等 [12,13,16] 提出不稔性與毒素類似物有關，彼等以嫁接方式將雄不稔性轉移至正常植株並以熱處理種子來恢復其稔性。有些學者 [29,30,31] 以 Ethrel (2-chloroethylphosphonic acid) 來誘導雄不稔性之產生，可迅速提供所需之材料並不須借助於稔性恢復因子。

材料與方法

本試驗以具有 Chinsurah Boro II 細胞質雄不稔性之臺農61號、臺中65號、臺南 5 號、新竹矮脚尖、 IR-579-4 81-2 (L2) 及新竹矮脚尖×臺南 5 號之 F_1 及其各親本等品種爲材料，進行下列各項試驗：

一、於人工氣候室，不同日夜溫度下 (35/25, 25/20, 20/15°C) 比較各品種對溫度之反應，包括花粉母細胞減數分裂時染色體之行爲、花藥胞子原層 (tapetumn) 發育過程之變化情形、不同穗及同穗不同位置小花之花粉率及結實率等，以探究不稔性是否與染色體、 tapetumn 有關，又是否受溫度影響，其程度如何等。

二、以柱頭上之花粉發芽實驗，來探討細胞質不稔性之花粉是否在本身之柱頭上有發芽能力，並比較其花粉率與結實率。

三、以不同濃度之 Ethrel 處理水稻四個生育期 (Pre-booting、booting、late booting 、heading) ，以探討其對細胞質雄不稔與正常水稻結實之影響。

四、以葉蟬(*Nephotettix cincticeps, N. nigropictus*) 爲媒介，探討雄不稔物質能否經由其傳遞於正常水稻，並以乾熱 70°C、濕熱 60°C 處理不稔性種子，查驗此種不稔性是否可以經由熱處理而恢復其稔性。

結果與討論

一、花粉母細胞減數分裂時染色體觀察

依據表 1 a, b, TNG 61 MS、TN 5 MS 及 F_1 有少數細胞(1 ～ 2 %)具有單價 (univalent)、四價 (quadrivalent) 、 染色體橋 (anaphase bridge) 及 13：11 之分離比。這些異常現象親本亦有之，且在細胞質雄不稔系統與 F_1 之發生頻度並不比親本高，故染色體之異常可能不是產生雄不稔之直接原因，此與 Shinjyo [40] 、Chu [5] 所報告者相吻合。

F_1 雜種不稔問題， stebbin [44] 謂可能是單元不稔性 (haplonic sterility) ，即可能係基因的相互作用或微小的染色體構造變化所引起者，亦即所謂之隱秘構造變化(cryptic structural change)。此種變化不易與基因之差異辨別，其分離如同遺傳基因，並顯示出連續關係。Oka [27] 以胚發育基因 (gametic-development genes) 與重複稔性基因 (duplicate-fertility genes) 來解釋 F_1、 F_2、F_3 等不稔之原因。Henderson等 [14,36] 則以逆位及轉座來說明。

表 1. 人工氣候室（25/20, 30/25°C）一期作水稻花粉母細胞減數分裂時染色體之配對與分離。

Table 1. Chromosome pairing and distribution at meiosis of the PMCs derived from the first season rice crops planted in the phytotron (25/20, 30/25°. C)

a：移叉期與第一中期染色體之配對。At diakinesis and metaphase-I.

品種 Entry	配對型 Pairing type		
	12 II	11 II+2 I	10 II+IV
TNG 61	195 (97.98)	2 (1.01)	2 (1.01)
TNG 61 MS	261 (98.12)	1 (0.38)	4 (1.50)
TC 65	213 (99.53)		1 (0.47)
TC 65 MS	275 (98.56)	1 (0.36)	3 (1.08)
TN 5	222 (100)		
TN 5 MS	270 (99.26)	1 (0.37)	1 (0.37)
IGG	162 (100)		
IGG×TN 5 (F1)	316 (98.75)		4 (1.25)

b：第一後期染色體之分配 At anaphase-I.

品種 Entry	分配型 Distribution type		
	12 : 12	13 : 11	1-bridge
TNG 61	84 (97.67)		3 (2.33)
TNG 61 MS	126 (99.21)		1 (0.79)
TC 65	131 (100)		
TC 65 MS	83 (100)		
TN 5	93 (100)		
TN 5 MS	97 (97.98)		2 (2.02)
IGG	86 (100)		
IGG×TN 5	107 (97.27)	2 (1.82)	1 (0.91)

表 2. 在人工氣候室三種不同日／夜溫的水稻花粉率與結實率之頻度分布（1974-1）

Table 2. The frequency distribution of pollen and spikelet fertilities derived from the frst season rice crops planted in the phytotrion at three different day/night temperatures (20/15, 25/20, 30/25°C) .

a：花粉率 Pollen fertility.

品種 Entry	溫度 Temp. °C	正常花粉率(%) Percentage of normal pollen fertility											計 Total	平均 Mean (%)
		0	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95		
TNG 61	30/25									1	5	4	10	92.4
	25/20								1	5	4		10	82.7
	20/15	7	3										10	3.7
TNG 61 MS	30/25	2	5	3									10	12.5
	25/20	10											10	0.2
	20/15	10											10	0.0
TC 65	30/25								1	1	5	3	10	89.1
	25/20								2	5	3		10	80.9
	20/15	7	3										10	3.9
TC 65 MS	30/25	8	2										10	2.9
	25/20	10											10	2.6
	20/15	10											10	0.0
TN 5	30/25									1	2	7	10	94.3
	25/20									3	6	1	10	87.8
	20/15	10											10	1.5
IGG	30/25											10	10	97.4
	25/20								3	4	3		10	81.9
	20/15	1	3	2	2			2					10	23.7
IGG×TN5	30/25			5	5								10	24.4
	25/20		7	3									10	14.1
	20/15	7	3										10	3.6

b：結實率 Spikelet fertility

品種 Entry	溫度 Temp. °C	結實率(%) Percentage of Spikelet Fertility											計 Total	平均 Mean (%)
		0	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95		
TNG61	30/25 B*										1	6	7	97.4
	N**											7	7	98.9
	25/20 B										5	2	7	93.0
	N										2	7	9	95.8
	20/15 B	6											6	0.0
	N	7											7	0.0
TNG61MS	30/25 B	7	1	8	3	1							20	13.2
	N	3	4		1	5	3	1					17	28.1
	25/20 B	17											17	0.2
	N	19	1										20	1.1
	20/15 B	15											15	0.0
	N	19											19	0.0

TC 65	30/25 B										2	6	8	97.6
	N											8	8	99.7
	25/20 B									1	3	1	5	91.4
	N											6	6	98.3
	20/15 B	1		2						1			4	31.0
	N	5											5	0.0
TC 65 MS	30/25 B	21											21	0.4
	N	17	4										21	3.0
	25/20 B	11	5	1									17	5.2
	N	9	11										20	5.0
	20/15 B	17											17	0.0
	N	16											16	0.0
TN 5	30/25 B										1	4	5	94.8
	N											5	5	98.0
	25/20 B										1	5	6	97.0
	N										1	6	7	97.2
	20/15 B	5											5	0.0
	N	6		1									7	2.3
IGG	30/25 B									2	7		9	86.3
	N									2	10		12	88.7
	25/20 B							4	2				6	64.5
	N							3	1	2			6	66.3
	20/15 B	3	1	1									5	6.6
	N		1		2	3		1					7	36.4
IGG×TN 5	30/25 B							4	12	4			20	70.4
	N			1				4	11	5			21	67.5
	25/20 B				1	6	13	4					24	47.4
	N				3	4	13	4					24	48.2
	20/15 B	20											20	0.1
	N	18	3										21	1.6

* B : Bagged ** N : Unbagged

表 3. 在人工氣候室二種不同日／夜溫度 (25/20, 30/25°C) 的水稻花粉率變方分析表 (1974-I)

Table 3. Analysis of variance of pollen fertility derived from the first season rice crops planted in the phytotron at two different day/night temperatures (25/20, 30/25°C).

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squres)						
		TNG 61	TNG MS	TC 65	TC65MS	TN 5	IGG	IGG×TN5
Block (B)	1	1.57	24.49	149.86	83.17*	2.36	0.04	34.77
Location (L) *a*	2	105.92	24.29	156.54	10.40	13.63	24.44	15.89
Tiller (S)	2	81.76	4.69	162.52	84.27**	42.06	107.43	42.38
LS	4	49.19	9.14	52.86	5.48	13.34	21.46	17.45
Temp. (T)	1	1,066.02**	3,238.94**	637.14**	4.66	368.45**	1,808.38**	462.54**
LT	2	19.97	20.17	8.57	0.23	14.31	28.31	8.85
ST	2	56.05	10.75	61.85	32.19	48.35	72.06	55.39
SSE	21	44.54	26.79	69.93	12.27	30.45	25.90	15.98
Total	35							

a. Position of florets on a panicle

表 **4.** 在人工氣候室二種不同日/夜溫度 (25/20, 30/25°C) 的水稻結實率變方分析表

Table 4. Analysis of variance of spikelet fertility derived from the first season rice crops planted in the phytotron at two different day/night temperatures (25/20, 30/25°C).

a：親本 Parents

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squres) TNG 61	TC 65	TN 5	IGG
Bagged (R)	1	28.68	161.04*	0.46	18.77
Tiller (S)	2	15.52	5.03	21.01	23.41
RS	2	0.16	13.76	16.36	8.68
Temp. (T)	1	68.12	156.10*	2.25	712.87**
RT	1	0.48	11.92	14.61	1.02
ST	2	13.01	37.01	13.40	1.85
SSE	2	5.31	3.23	17.77	6.95
Total	11				

b：細胞質雄不稔及雜交第一代 Cytoplasmic male sterile plants and inter-subspecific hybrid.

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squres) TNG 61 MS	TC 65 MS	IGG×TN 5
Block (B)	2	205.43	45.05	19.03
Bagged (R)	1	345.34	244.77*	0.03
Tiller (S)	2	20.10	25.56	8.71
RS	2	8.89	38.58	9.54
Temp. (T)	1	5.159.07**	323.10*	1,309.96**
RT	1	240.87	9.03	7.46
ST	2	10.97	38.58	4.95
SSE	24	113.83	37.15	9.31
Total	35			

表 5. 在人工氣候室二種不同日／夜溫度 (25/20, 30/25°C) 的水稻花粉率及結實率之頻度分布 (1974-II).

Table 5. The frequency distribution of pollen and spikelet fertilities derived from the second season rice crops planted in the phytotron at two different day/night temperatures (25/20, 30/25°C).

a：花粉率 Pollen fertility

品 種 Entry	溫 度 Temp. °C	正 常 花 粉 率 (%) Percentage of normal polen fertility 0	5	15	52	35	45	55	65	75	85	95	計 Total	平 均 Mean (%)
ITNG 61	30/25 25/20									 1	3 2		3 3	92.4 83.7
TNG 61 MS	30/25 25/20	3 3											3 3	0.8 0.6
TC 65	30/25 25/20									1 1	1 2	1	3 3	91.1 85.5
TC 65 MS_1	30/25 25/20	3 3											3 3	0.0 0.0
TC 65 MS_2	30/25 25/20	3 3											3 3	2.6 0.3
TN 5	30/25 25/20										1 3	2	3 3	96.5 88.9
TN 5 MS	30/25 25/20	 3	3										3 3	7.0 3.4
IGG	30/25 25/20										 3	3	3 3	97.7 87.7
IGGMS	30/25 25/20		2 2	1 1									3 3	13.4 10.4
L 2	30/25 25/20			 1	 1	 1					 3		3 3	88.9 29.6
L 2 MS	30/25 25	 2	3 1										3 3	10.1 5.2

b：結實率 Spikelet fertility

品 種 Entry	溫 度 Temp. °C	結 實 率 (%) Percentage of Spikelet Fertility 0	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95	計 Total	平 均 Mean (%)
TNG61	30/25 B* N** 25/20 B N								 1	 1 2 1	2 1 3 1	1 1	3 3 5 3	93.1 87.3 85.8 82.1

TNG 61 M	30/25	B	13											13	2.2
		N	8	6	1									15	5.3
	25/30	B	13											13	0.1
		N	13											13	0.0
TC 65	30/25	B										3	2	5	92.8
		N										5	1	6	91.9
	25/20	B					1		2	1		1		5	66.0
		N							1		4	3		8	81.8
TC 65 MS1	30/25	B	7					1	1			1		10	22.0
		N	9						1		1			11	13.2
	25/20	B	11									1		12	7.3
		N	14									1		15	6.3
TC 65 MS2	30/25	B	6											6	0.5
		N	8											8	0.0
	25/20	B	12											12	0.0
		N	12											12	0.0
TN 5	30/25	B							1		1	2	1	5	85.0
		N										4	2	6	92.9
	25/20	B								1	3	2		6	82.5
		N										2	2	4	90.7
TN 5 MS	30/25	B	9	5										14	4.7
		N	9	3										12	3.5
	25/20	B	12											12	0.0
		N	12											12	0.0
IGG	30/25	B						1	4	3	3			11	67.2
		N							1	2	2	4		9	79.9
	25/20	B			2	3	4							9	31.6
		N			2	3	2	2						9	33.2
IGGMS	30/25	B	13												0.5
		N	13	1											1.4
	25/20	B	14												0.0
		N	14												0.1
L 2	30/25	B								1	1	2	1	5	5.0
		N									4	11	4	19	90.5
	25/20	B				4	2		4					10	44.8
		N			2		1	4	3	2				12	51.3
L 2 MS	30/25	B	17	18	2	2								39	7.7
		N	6	18	17	7	2							50	17.9
	25/20	B	27											27	0.1
		N	25	1										26	0.8

* B : Bagged　　** N : Unbagged

二、人工氣候室一期作花粉率與結實率

(一) 依花粉率頻度表(表 2 a),在 20/15°C 下除 IGG 外所有供試品種之平均花粉率皆低(0～3%)。在 30/25°C 下所有供試品種之平均花粉率則較 25/20, 20/25°C 者高。若以 30/25 與 25/20°C 相較時,親本中以 IGG 差異最大約 16 %,細胞質雄不稔系統以 TNG 61 MS 差異最大約 12%,但 TC 65 MS 則無差異。經變方分析結果(表 3),除 TC 65 MS 外其餘各品種對

溫度之反應皆有極顯著之差異，TC 65 MS 與 IGG 在分蘖間亦有顯著之差異。

（二）結實率頻度表（表 2 b）顯示在 20/15°C 除 IGG 及 TC 65 外其餘各品種皆低（0～2 %）。30/25°C 除 TC 65 MS 外其餘各品種皆較 25/20°C 者爲高。親本以 IGG 之22% 提高最多，雜交 F_1 約20%，細胞質雄不稔個體中 TNG 61 MS 約 20%。TC 65 MS 則在 25/20°C 有較好之趨勢但程度有限（3 %）。套袋與不套袋間亦有差異，通常以不套袋者爲高但視品種而異，30/25°C 之 TNG 61 MS 差異高達 15%，其餘品種則無甚差異。

取 30/25、25/20°C 兩溫室資料之變方分析（表 4），就溫度間之差異而言，親本中 IGG 爲極顯著，TC 65 爲顯著，而 TNG 61 及 TN 5 則不顯著，F_1 亦爲極顯著。細胞質雄不稔個體中，TNG 61 MS 爲極顯著而 TC 65 MS 則爲顯著。

三、人工氣候室二期作花粉率與結實率

（一）花粉率：每株的花粉率頻度分布如表 5 a 所示，溫度對花粉率影響之趨勢與一期作相似。親本中以 IGG, L2，對溫度呈敏感反應，IGG 在 30/25°C 較 25/20°C 之花粉率提高約 10%，L2 約 60%；MS 個體中以 L2 提高最多（5 %），其餘則無甚差異。

由變方分析結果顯示（表 6），親本對溫度之反應皆有極顯著之差異，但 MS 個體中僅 TC 65 MS2, TN 5 MS, L2 MS 有極顯著之差異，其餘皆不顯著。TC 65, TC 65 MS 及 TN 5 對溫度之反應，在分蘖間亦有顯著之差異。

表 6. 在人工氣候室二種不同日／夜溫度（25/20, 30/25°C）的水稻花粉率之變方分析表（1974-II）

Table 6. Analysis of variance of pollen fertility derived from the second season rice crops planted in the phytotron at two different day/night temperatures (25/20, 30/24°C).

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Square)				
		TNG 61	TNG 61 MS	TC 65	TC 65 MS 1	TC 65 MS2
Tiller (S)	2	1.98	4.11	136.65**	0.0	13.79**
Temp. (T)	1	467.26**	11.05	216.44**	0.0	234.79**
ST	2	9.37	4.70	24.43	0.0	28.80**
SSE	12	37.52	11.55	18.49	0.0	1.28
Total	17					

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Square)					
		TN 5	TN 5 MS	IGG	IGGMS	L2	L2MS
Tiller (S)	2	28.11	29.98**	5.93	24.13	69.26	28.69
Temp. (T)	1	173.60**	111.30**	635.10**	47.46**	542.92**	280.21**
ST	2	6.34	7.35	5.03	73.23*	0.26	5.411
SSE	12	12.65	2.59	4.59	12.46	59.90	5.19
Total	17						

表 7. 在人工氣候二種不同日／夜溫度 (25/20, 30/25°C) 的水稻結實率變方分析表 (1974-II)

Table 7. Analysis of variance of spikelet fertility derived from the second season rice crops planted in the phytotron at two different day/night temperatures (25/20, 30/25°C) .

a：親本 Parents

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squre)				
		TNG 61	TN 65	TN 5	IGG	L2
Bagged (R)	1	24.83	13.17	349.49	153.37*	55.64
Tiller (S)	2	110.50	102.28	15.47	23.23	65.59
RS	2	87.79	65.56	37.97	54.66	0.95
Temp. (T)	1	111.14	480.45	0.0003	1493.21**	2175.14**
RT	1	10.30	55.34	23.24	23.91	0.22
ST	2	4.69	78.34	3.09.	5.46	32.56
SSE	2	15.14	37.78	29.47	3.27	3.96
Total	11					

b：細胞質雄不稔品種 Cytoplasmic male sterile varieties

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squre)			
		TNG 61 MS	TC 65 MS 1	TC 65 MS 2	IGGMS
Block (B)	1	3.81	178.54	0.45	17.46
Bagged (R)	1	19.01*	332.42	0.45	21.56
Tiller (S)	2	9.13	419.91	0.45	2.73
RS	2	1.87	40.12	0.45	11.46
Temp. (T)	1	637.36**	523.23	0.45	93.97**
RT	1	37.34**	594.81	0.45	9.66
ST	2	4.41	113.03	0.45	0.07
SSE	13	3.01	270.48	0.45	8.57
Total	23				

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squre)	
		TN 5 MS	L2 MS
Block (B)	2	24.73	45.43
Bagged (R)	1	13.98	139.95*
Tiller (S)	2	24.73	53.00
RS	2	6.03	6.29
Temp. (T)	1	976.25**	2765.36**
RT	1	13.98	6.91
ST	2	24.73	1.08
SSE	24	19.84	21.15
Total	35		

（二）結實率：每株結實率之頻度分布如表 5 b, ，就親本而言，TC 65, IGG及 L2 在 30/25°C 之平均結實率皆明顯提高，尤以 IGG 及 L2（約40%）爲甚；至於 MS 個體中則僅 TC 65 MS2 及 L2 MS 高達 10%，其餘皆無甚差異(約 0～5 %)。套袋通常較不套袋者其平均結實率爲低。變方分析結果（表7 a.b），親本中以 IGG、L_2 對溫度感受性較强，有極顯著之差異，而 MS 個體中除 TC 65 MS（MS 1, MS 2）外，其餘亦皆有溫度效果產生。

綜合上述結果，溫度對花粉率及結實率之影響，視品種而異。所有供試品種在高溫下（30/25°C）皆有較好之花粉率與結實率，此與 1973 年 Lin [19] 所發現水稻穎花結實之最適溫度爲日溫 28°C 和夜溫 24°C 頗爲符合。親本中以 IGG, L2 等秈型品種對溫度呈較敏感之反應，雜交 F_1 居兩親本之間，而細質雄不稔之個體，如 TNG 61 MS, TC 65 MS2, TN 5 MS, IGG MS 及 L2 MS 等，其不稔之表現隨溫度而異。在高溫下（30/25°C）有較好之花粉率和結實率，顯示出溫度效果，惟其原因未詳，可能係本身含有微弱之稔性恢復基因，在高溫下表現出微小恢復稔實的能力；亦可能係細胞質雄不稔物質，因溫度提高後部份不活化而使花粉率與結實率提高；或係溫度提高使花藥裂開，花粉能够散落至柱頭而完成受精所致。 TC 65 MS 雖在 25/20°C 仍有 3 %之結實率，惟一般情形下尚稱穩定。因此水稻細胞質雄不稔個體之選拔，應以在高溫下選拔低花粉率與結實率低之個體，方爲有效。溫度影響雄不稔之表現程度在其他作物亦有報告 [3,8,21,46] 。

分蘖間之花粉率與結實率具有差異，可能係受氣候條件之影響或不稔之程度尚未完全有關。

不套袋者之結實率通常高於套袋者，此可能由於不套袋之穗其花藥較易裂開，花粉亦易於散開，有助於授粉；而套袋者，因袋內濕氣較重導致花藥裂開不良；亦有可能爲不套袋者接受外界花粉而提高結實率。在人工氣候室內與田間實施套袋，其結果可能有些小差異。因爲在人工氣候室內沒有風吹雨打的機會，對花藥之裂開比較不利，但袋內的氣溫不會因中午受太陽光的照射異常昇高，袋子亦不易破損，對防備外來之花粉可說完善。正常稻在田間套袋者比不套袋者約有 20～25% 的結實率降低（黃 1975），由上述結果可見人工氣候有使此項差異降低之趨勢。花粉率通常小於結實率，此可能爲人爲計算之誤差，亦可能爲花藥已有足够之花粉可使小穗花結實。花粉率及結實率一般均受溫度之影響，至於低溫影響結實率與花粉率之原因可能與雌雄器官之發育有關。Ito 等 [15] 以低溫處理減數分裂期之穎花，結果雄蕊發生種種不正常的現象，包括花藥的發育停止、花粉不飽滿、花藥裂開不良、花粉飛散不良及柱頭授粉不良等。前三項之異常可以歸納於花藥裂開不良，若合併與空穎率比較可以發現兩者甚是一致。因此可推斷花藥之裂開不良爲空穎之直接原因。由於花粉不够充實而引起花藥之裂開不良。這種不充實現象在花粉分裂前之小胞子期已經明顯。 Lin [19] 報告水稻在抽穗期之低溫（10°C），，將引起空穎並抑制稻稈伸長及穗從葉鞘內完全抽出之能力。彼認爲空穎之主因爲低溫抑制花藥之裂開和花粉之發芽，此外部份的穗還留在葉內亦是原因之一。低溫敏感期接受過某種程度低溫的穎花，不論以後是否有良好的環境，也會發生一定程度的空穎率。可見低溫處理中已得到決定性的障礙，惟此障礙之本質至今尙無法明瞭。在雄不稔之個體中花藥不裂開亦可能爲其不稔主因之一，因這些花藥常含有正常之花粉但並不結實。此一現象有待進一步之探討。

四、溫度對花藥胞子原層發育之影響

人工氣候室不同日夜溫度對水稻花藥胞子原層發育之影響，其結果示於表 8 。在 30/25 及 25/20 °C 溫度下，所有供試品種並無明顯差異，而親本與雄不稔個體間之比較亦無明顯差異。

由此推測雄不稔個體胞子原層之功能可能正常，能充分供給小胞子發育之養分，但小胞子本身由於某種功能之缺失，未能充分利用轉運來之養分而致花粉發育不良，內容物缺乏，以致不飽滿而未能發育成正常之花粉粒。反之，由於胞子原層之微小變異如粒線體，未能充分供給小胞子發育所需之養

分，而使小胞子發育不正常，亦能形成雄不稔現象。De Vries [10] 在電子顯微鏡下比較雄不稔與稔性小麥花藥組織，發現二者間並無明顯之細胞質不同。但 Alam [1]，Brooks [3]，Overman [28,45]，Joppa 等 [17,23] 却發現細胞質雄不稔個體之胞子原層於減數分裂後有種種之變異，因此未能供給小胞子所需之養分，使小胞子因而發育不良。

本試驗結果雖指出，水稻細胞質雄不稔性與胞子原層之形態變異並無密切關係，此與 Chu [5] 之結果相似；但仍須更進一步探求其內含物以及小胞子之生理吸收機能之關係。

在 20/15°C 時，胞子原層有種種之異常發生(圖 1、A、B)。據 Shimizu [38] 之解釋，爲胞子原層鄰接之數細胞於低溫下進行異常分裂，然後細胞膜破裂，細胞無組織化，細胞內容物混在一起而形成原形質塊，最後向藥腔內逐漸擴大而突出。圖 A. a 係小胞子第一恢復期，b、第二收縮期，c-d 爲混合成腫塊，即胞子原層細胞及其分泌物在花藥腔內包圍小胞子形成凝塊，或肥腫部分之基部分離浮游在花藥腔內形成球狀的異狀塊體。圖 A e 爲同一小花內之藥囊發生與 a-d 同樣之多種異常現象，圖 A f 爲 a-c 之縱斷面。g 爲 d 之縱斷面。圖 B. a 係在第一恢復期，胞子原層逐漸增厚而細胞變無組織化，b-d 係胞子原層細胞高度賅胞化而肥大，向腔中央部分逐漸擴大，將小胞子擠壓於中間部分，最後變形。圖 B. e, f 爲 b-c 之縱斷面，g 爲 TC 65 之花藥，其中小胞子缺乏細胞質和核內物質，h 爲花藥受低溫傷害之嚴重情形，胞子原層竟完全變形而崩潰。

Murakami 等 [24] 以低溫處理第一及第二收縮期之花藥，並在胞子原層及鄰近轉移細胞內測到較無處理者含量更高的似還元糖之還原物質，氏由此判定低溫能阻礙糖類從花壁組織流入小胞子，最後引起空穎。1970 年 Nishiyama [25] 以電子顯微鏡觀察，在橫切面顯示丘狀的胞子原層腫瘤是由破裂再融合之數個細胞構成的。因此，細胞核發生變化而萎縮，破裂的細胞膜變成不明的痕跡。由 Murakaumi 所觀察之還原物質之累積和 Nishiyama 之細胞膜破裂直後照片，以之解釋胞子原層

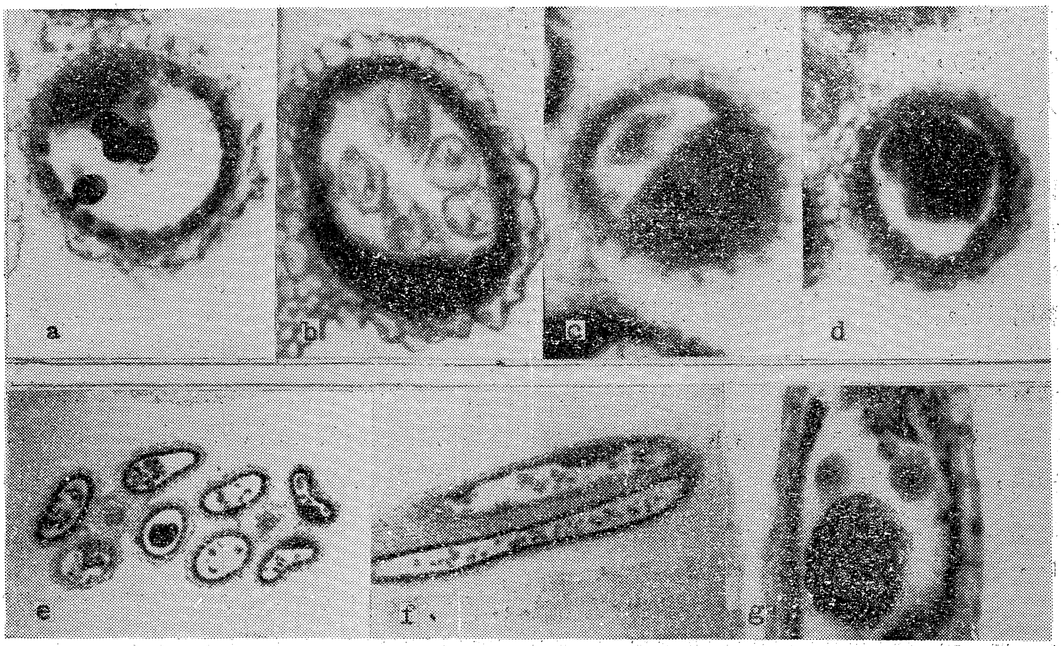

Fig. 1, A : Hypertrophy of tapetal cells.
a–e : Cross-sections of rice anthers. a–b : Some tapetal cells showing cytoplasmic disorganization and rupture of some radial walls at 1st recovering phase (a) and contraction phase (b) (X 1,000). c–d : Intratapetal syncytium occupying over half of locule(X 1,000) . e : Cross-section of an anther(X 240). f : Longitudinal-sections of a–c(X 240). g : Longitudinal-sections of d(X 1,000).

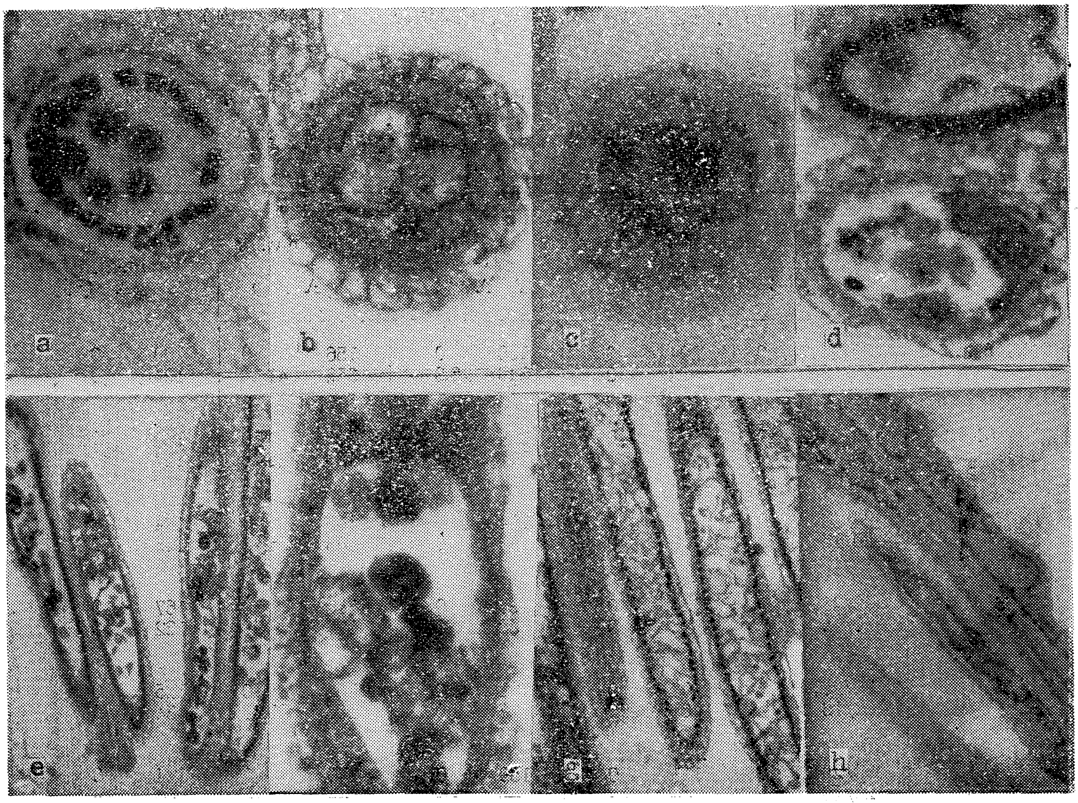

Fig. 1, B : Hypertrophy of tapetal cells. a–d. Cross-sections(X 1,000) .
a : Tapetal enlargement and cellular disorganization at 1st recovering phase. b–c : Tapetum highly vacuolated and enlarged to fill most of locule. The arrested microspores are compressed into a small central area. d : Tapetal cells disintegrated and microspores deformed. e–f : The longitudinal-sections of b–c, e (X 250) , f (X 1,000) . g : Longitudinal-sections of TC 65 anthers corresponding to mature stage ; microspores devoid of cytoplasm and nuclear material (260 X) . h : The most extreme form of tapetum disintegration(250 X) .

Fig. 1. Effect of low day/night temperatures (20/15°C) in phytotron on the tapetal development of rice anthers.

細胞之融合，可能係由於糖類之累積而引起滲透壓增高，最後導致細胞膜破裂。此將成一有意義的假說。1968 年 Shimizu 和 Kuno [37,38]，結論謂小胞子期遇低溫所引起之藥壁細胞異常肥大，可能與花藥發育時期體內之生長素（auxin）之含量有關，但 Lin [10] 發現在小胞子期低溫（10°C）引起的空穎與體內 GA_3 之含量無關。

在低溫下胞子原層異常肥腫現象發生之頻度，視品種與胞子原層發育之時期而異（表 8）。肥腫現象由小胞子之第一收縮期開始，如 TNG 61 有 29.3 %、IGG×TN 5 之 F_1 有 20.65%，至第二收縮期或恢復期達到頂峯，如 TNG 61 有 41.48 %, TNG 61 MS 有 25.25%, TC 65 有 25.68%, TN 5 有 31.47%，其中以 TNG 61 肥腫百分率最高。此可能與移入低溫之時期有關，但 TC65MS 則無胞子原層肥腫之現象產生。1970 年 Ito 等 [15] 使用減數分裂期經低溫處理過之材料追踪花粉的各發育過程，發現減數分裂經低溫處理所引起之胞子原層肥腫率，沒有如空穎之多。Satake [33,34,48] 使用小胞子期經低溫處理之材料，結果顯示高頻度之胞子原層肥腫率。這種異常在處理開始第一天就出現，小胞子異常在第三天開始顯著，又同一支花藥內小藥室之肥腫率比大藥室者高得多。彼又指出

表 8. 人工氣候室三種不同日／夜溫度（20/15, 25/20, 30/25°C）對水稻花粉囊之胞子原層發育的影響（1974-1）。

Table 8. The effect of three different day/night temperatures (20/15, 25/20, 30/25°C) on the tapetal development of pollen sacs derived from the first season crops planted in the phytotron.

品種 Entry	溫度 Temp. °C	Tetrad T	Tetrad A (%)	1st cont. recover T	1st cont. recover A (%)	2nd cont. recover T	2nd cont. recover A (%)	pollen ripening T	pollen ripening A (%)
TNG 61	30/25,25/20	104	0	158	0	156	0	150	0
	20/15	92	0	346	26.3	352	41.48	124	0
TNG 61 MS	30/25,25/20	162	0	234	0	220	0	187	0
	20/15	70	0	115	0	198	25.25	127	0
TC 65	30/25,25/20	132	0	164	0	163	0	174	0
	20/15	68	0	90	0	183	25.68	105	0
TC 65 MS	30/25,25/20	126	0	195	0	168	0	167	0
	20/15	46	0	88	0	196	0	132	0
TN 5	30/25,25/20	94	0	121	0	104	0	125	0
	20/15	61	0	77	0	155	31.47	84	0
IGG	30/25,25/20	111	0	159	0	140	0	124	0
	20/15	—	—	—	—	—	—	—	—
IGG×TN 5	30/25,25/20	41	0	153	0	162	0	94	0
	20/15	33	0	92	20.65	20	0	65	0

T : Total number of polllen sacs at each pollen development stage.
A : Percentage of pollen sacs having hypertrophic tapetum.

除小胞子前期對低溫敏感之外，尙有減數分裂前期也對低溫敏感，不過敏感程度不如小胞子前期的高。

由本試驗結果顯示，胞子原層異常之頻度顯然較空穎率少得多。空穎乃是許多原因造成者。胞子原層細胞的異常可說僅爲形成空穎主因之一，而不是全部原因。小胞子的發育不良顯示養分之轉移受到阻礙，小胞子的養分當然由轉移細胞 (transitory cells) 經過胞子原層細胞而來。由其充滿細胞質的情形來看，胞子原層細胞不但是養分之通路，且應具有相當的代謝機能。這代謝機能若發生異常，當然養分之供應也受到擾亂。而低溫抑制花藥的裂開、花粉的發芽和使部分之穗停留在葉鞘內，均是空穎形成的原因。

五、花粉在柱頭發芽試驗

細胞質雄不稔性稻各系統自交時，其花粉在本身柱頭上之發芽百分率如表 9 所示。除 TNG 61 MS1 和 TC 65 MS7 外，不論親本或不稔個體之花粉皆能在其本身之柱頭上發芽。

表 9 中，親本有約 20～26% 之發芽率顯然較不稔個體爲高，不稔個體中以 TN 5 MS 最高(約 12.8～24%)，而TC 65 MS 最低（0～13%），此與其花粉率、結實率有密切關係。圖 2 表示花粉粒在柱頭上發芽情形，上圖爲親本，下圖爲 MS。

花粉發芽百分率通常較花粉率和結實率爲低。因爲事實上，只要一個花粉能發芽而受精，就能達

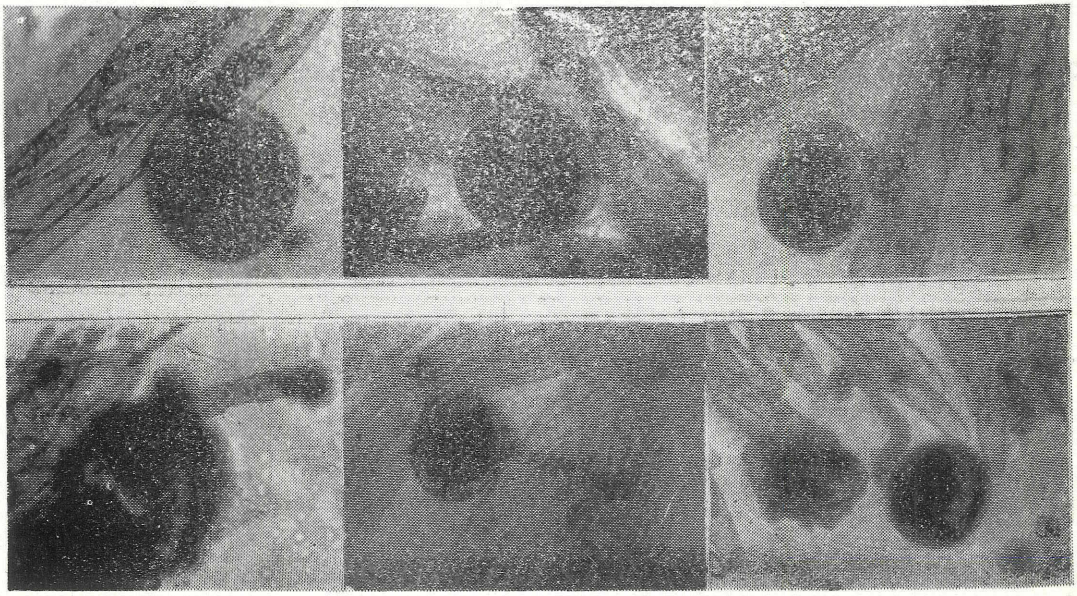

Fig. 2. Pollen germination on rice stigma. The upper three configurations, parent ; the lower three, cytoplasmic male sterile.

到結實的基本條件。在正常之親本只要有 20.8% (TNG 61) 25.5% (TC 65)的花粉發芽就能達到正常的結實率而不需要有 100% 的花粉發芽率。若計算花粉發芽率與結實率之迴歸 ，即可得在約 5 % 的發芽率處與 0 % 結實率交叉。有些花粉發芽率高於結實率，例如 TN 5 MS1 和 MS2。其可能之原因爲花粉在柱頭有發芽能力但花粉本身無足够之養分使其完成授精而達到結實；或由於環境因子使其不結實。花粉發芽率與花粉率之相關係數爲 r=0.72, 花粉發芽率與結實率之間爲 r=0.74 花粉率與結實率間爲 r=0.95, 如此發芽率，花粉率，結實率皆有高度之正相關。

黃眞生氏(未發表)，以紫稻之花粉與 TC 65 MS 或 TNG 61 MS 之花粉，在細胞質雄不稔之 TC 65 MS 或 TNG 61 MS 之柱頭進行授粉試驗。其結果，不論紫稻之花粉先授粉而 MS 花粉後授粉；或 MS 花粉先授粉而紫稻後授粉，其間隔約半小時，所產生的種子皆長成紫稻，顯示特有的標誌性狀。由此可知，不稔性植株之花粉較正常花粉之授精競爭力爲低。此可能爲花粉管之伸長速度較差或花粉之養分不充足所引起之結果。

由以上結果可知，細胞質雄不稔之花粉亦能在其本身之柱頭上發芽，而發芽後是否能完成受精過程則須更進一步的探討，或許一些花粉可完成授精，或許一些花粉管僅伸到一半而停止。雄不稔個體在田間，有時結實率較高，有時很低，很明顯的受到環境因子之影響，如高溫對 TNG 61 MS 常有溫度效果產生。風之大小及風向等亦可影響雜交率之高低，並可幫助雄不稔個體之花藥裂開而達成自花授粉。Shinjyo [41] 測定臺中 65 MS 之天然雜交率，以 (MS-boro) rf TC 65 爲母本， (MS-boro) Rf-65 爲父本，以不同栽培密度 A 區 (1 : 1)，B 區 (1 : 2)，C (1 : 5) 之雄不稔個體對稔性恢復個體之比率測驗，結果第一期作的 A, B, C 區之雜交率分別爲 14.7，14.4 及 22.4 %；第二期作之 A, B, C 區分別爲 20.0，25.7 及 38.3 %。故二期作之雜交率高於一期作。此乃環境因子使然，因一期作抽穗期遇梅雨而二期作則天氣良好。此外每行每株之穗內雜交率變異亦大 (3 ~ 8 %) ，此可能與風向有關，通常上風者之雜交率高，下風者則雜交率低，如一期作南向雜交率常高；而二期作則反是，且其效果較一期作來得强。再者，單位面積中之花粉親株數增加而雄不稔株數相對減少，則雜交率提高，但單位面積之雜交種子收量則減少。

爲利用水稻雜種優勢，尙有許多問題需要解決，其中以尋找安定的雄不稔細胞質及進一步將柱頭露出之基因轉入不稔系統俾能提高天然雜交率，乃爲當今之要務。

（六）、Ethrel 處理實驗：以兩種不同濃度（3,000、4,000 ppm）之 Ethrel 噴施於水稻四個不同生育期，其對水稻結實率之影響結果見於表10。

表 9. 細胞質雄不稔性水稻及其輪廻親本自交時，花粉粒在柱頭上之發芽百分率。

Table 9. Percentage of pollen germination on rice stigma, pollen fertility and seed-set percentage of cytoplasmic male sterile plants and their parents

品 種 Entry	發芽時間 Incubation time. (min.)	發 芽 (%) Percentage of germination	花 粉 率 (%) Pollen fertility	結 實 率 (%) Seed-set
TNG 61	70	20.8	87.3	71.6
TNG 61 MS 1	70	0.0	8.1	13.5
TNG 61 MS 2	60	12.4	12.6	18.5
TNG 61 MS 3	70	8.4	4.4	4.41
TNG 61 MS 4	70	2.6	4.2	2.53
TNG 61 MS 5	70	12.6	36.2	2.4
TNG 61 MS 6	70	10.0	—	—
TC 65	70	25.5	93.6	75.4
TC 65 MS 1	75	13.0	—	—
TC 65 MS 2	70	5.6	3.8	6.8
TC 65 MS 3	70	8.0	13.1	14.8
TC 65 MS 4	80	6.5	39.5	20.5
TC 65 MS 5	70	1.8	5.5	5.2
TC 65 MS 6	70	6.2	3.5	4.7
TC 65 MS 7	70	0.0	17.3	15.8
TN 5	65	24.0	89.9	53.2
TN 5 MS 1	65	12.8	0.5	0.8
TN 5 MS 2	80	19.2	42.1	39.4
TN 5 MS 3	80	14.1	3.1	4.7
TN 5 MS 4	65	16.1	39.9	—
TN 5 MS 5	80	17.4	9.0	18.7
TN 5 MS 6	80	15.8	11.3	22.8

通常以在 booting（抽穗前10～14天）及 late booting（抽穗前 5 ～ 9 天）兩個時期處理最爲有效。TNG 61 親本結實率在此二時期分別降低約 25 及 30%，TN 5 爲 15 及 25%，IGG 爲 30 及 35 %；雄不稔性之個體幾乎降低至零。兩種濃度對 Pre-booting 與 heading生長期之個體則無重大的影響，且 3,000 及 4,000 ppm 兩處理間之噴施效果亦無顯著的差異。

Perez 等 [29] 使用數種水稻品種（IR 8、IR 24 及 IR 262-458)，分別以 500～8,000 ppm 之 Ethrel 濃度，處理四個生長時期，其結果爲隨濃度增加而花粉不稔與不實率亦增加。氏等並發現在

表 10，二種不同濃度之 Ethrel 噴施於水稻四個生育期對結實率之影響

Table 10. Percentage of seed-setting of rice sprayed with two concentrations of Ethrel at four growth stages

濃度 Concentration (ppm)	結實率 (%) Percentage of seed-setting (mean)							
	Pre-booting		Booting		Late-booting		Heading	
	No. of spikelet	Mean	No of spikelet	Mean	No of spikelet	Mean	No. of spikelet	mean
TNG 61								
4000	2	80.3	4	62.1	7	58.0	3	70.4
3000	2	78.1	9	64.2	3	53.3	1	64.5
CK	2	91.6	5	89.8	5	86.0	1	97.3
TNG 61 MS 1								
4000	1	0.0	5	1.6	5	4.1	2	31.5
3000	5	22.7	6	7.1	1	14.4	—	—
CK	—	—	3	26.7	4	30.4	2	6.8
TNG 61 MS 2								
4000	2	0.0	4	0.5	1	1.9	4	3.8
3000	3	25.7	1	0.0	7	1.7	—	—
CK	1	24.2	4	26.5	—	—	3	11.9
TN 5								
4000	2	82.2	3	70.2	7	53.9	—	—
3000	4	89.5	5	62.2	5	53.7	1	79.5
CK	2	85.5	3	81.3	3	78.4	3	74.9
TN 5 MS 1								
4000	4	2.3	3	1.0	—	—	6	1.6
3000	4	1.1	2	0.0	2	0.0	2	0.7
CK	4	1.3	1	0.0	1	0.0	2	1.4
TN 5 MS 2								
4000	5	3.5	5	0.0	2	0.0	7	0.7
3000	9	1.0	7	0.2	5	0.0	—	—
CK	9	3.9	6	6.0	7	3.0	—	—
IGG								
4000	1	68.5	3	31.9	13	41.8	1	52.0
3000	3	51.5	2	58.8	5	38.8	2	48.9
CK	2	89.5	2	82.4	7	74.8	1	74.2
IGG×TN 5								
4000	—	—	3	45.6	11	42.0	1	56.6
3000	1	54.6	2	39.5	10	43.1	1	56.6
CK	3	69.1	2	62.6	3	80.9	—	—

early booting stage 處理最爲有效，能產生高度之花粉不稔與不實率，其中以 4,000 ppm 之處理使不實率達94%爲最高。反觀本試驗結果則僅降低 20～30 %，此可能係受藥品之 pH 值(pH=1.8) 及使用品種之感受性與處理時之氣候條件因素所影響。因 Ethrel 在植物體組織內能釋出 ethylene, 當 pH=4.1 時只產生少量之 ethylene, 通常植物組織細胞質之 pH 值均大於 4.1，故 2-chloroethyl phosphonic acid 進入植物組織後就分解成 C_2H_4, 及 HPO^-_4；pH 值愈高放出之乙烯愈多。Ethrel 處理後有附帶之影響，尤其是器官之變化。Perez 等 [29] 曾報告可使每穗小穗花數減少，穗之長度與株高受抑制，劍葉之長度減少，多柱頭與多子房之產生，小花開穎較大且維持較長時間等現象 [43]。

由以上初步實驗結果，給予吾人一新的構想，即吾人可以尋求適當濃度之 Ethrel 及適當處理時間，使不完全細胞質雄不稔性個體或對環境因子呈不穩定狀態之細胞質雄不稔個體，降低其花粉率至最低程度而不致影響雌性器官之授粉能力，並使小花開穎較大且維持較長之時間以利天然雜交。此外可進而以 Ethrel 處理一般正常植株使其花粉率減至最低程度而誘致雄不稔個體之產生，如此即可省掉以回交方法轉移不稔性細胞質和稔性恢復基因等繁雜之育種過程。

七、熱處理種子之結果

熱處理種子結果之變方分析詳如表 11 。顯示熱處理對不稔性並無明顯影響。其他作物亦有類似報告 [6,26,42,47]。據 Shumway 解釋，熱水處理無法改變不稔之原因，可能係不稔性個體細胞質內的不稔性決定物質對溫度不敏感或不稔物質較胚本身更具耐熱性或此不稔物質存在於許多位置使熱處理無法將其一併除去其活性，於是稔性無從提高。假使水稻細胞質雄不稔是由 Frankel [12,13] 所謂之毒素類似物所引起的，一但經熱處理後則花粉率或結實率即可能提高。本試驗熱處理之結果，並未能支持水稻細胞質雄不稔是由毒素所引起，但也不能完全除去此可能性。於長久的進化過程中，毒素有可能進入細胞質而定居，最後成爲細胞質內容物之一，並與細胞核建立密切之關係。若換另種細胞核即有可能失掉互相之關係而引起花粉不稔。此外亦可以粒線體 (mitochondria) 與細胞核之互相作用來解釋。

八、葉蟬傳遞之試驗

表 12 爲葉蟬傳遞試驗之水稻結實率頻度分佈。表中 TNG 61 有 1 株之結實率降低，其頻度分布於 25～95 %之間，其餘均高。TC 65 則無任何下降之勢。Frankel 等 [13], Edwardson 和 Corbett [7,11] 在 Petunia, Curtis [9] 在甜菜，均成功地以嫁接方式傳遞細胞質雄不稔物質，彼等主張細胞質雄不稔爲一毒素或毒素類似物所控制，並解釋傳遞之現象爲(a)由於細胞質雄不稔之決定物質之移動，(b)這物質經由一攜帶者在砧木與接穗間移動，(c)寄生物之生長可能影響細胞質雄不

表 11. 種子熱處理結果之變方分析表。

Table 11. Analysis of variance for thermoshock treatment.

a：花粉率 Pollen fertility

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squre)	
		Dry heat treatment (oven, 70°C)	Hot water treatment (60°C)
Temp. (T)	2	43.51	23.56
Entry (E)	5	7856.47**	8245.03**
TE	10	32.08	25.20
SSE	36	48.00	19.60
Total	53		

b：結實率 Seed-set percentage

變因 Sources of Variation	自由度 Degrees of Freedom	均方 (Mean Squre)	
		Dry heat treatment	Hot water treatment
Temp. (T)	2	23.33	28.23
Entry (E)	5	2598.44**	3827.96**
TE	10	70.20	30.83
SSE	54	17.39	24.61
Total	71		

稔物質之增加或減少。

相反之報告[2,18,22,32,35,42]，亦經證實雄不稔性之物質或稔性物質不能以嫁接來傳遞，或此種傳遞並非一種普遍現象。由本試驗之結果，細胞質雄不稔性之物質，在傳遞試驗之當代並未明顯的表現出。Frankel[13] 在 Petunia 報告細胞質雄不稔性經傳遞後，在當代無明顯之表現而於第二代或第三代等才表現出來，但未能解釋爲何第二代僅產生小部分之不稔而其餘皆爲稔性。表 12 中。TNG61 雖有一株結實率下降，但未能明確表示是否由傳遞而來之不稔物質所引起，需要進一步做後裔檢驗才能明瞭。

水稻細胞質雄不稔性物質是否經由葉蟬或其他昆蟲或嫁接方法如胚和胚乳之嫁接傳遞，猶有待進一步之探求。本試驗未能明顯看出傳遞之結果，也許係此不稔性物質並不適宜在葉蟬體內潛伏，即不適合以葉蟬爲中間寄主，是在傳遞過程中已失去其功能；或係此不稔性物質須在寄主體內(昆蟲或水稻)潛伏一段長久時間方能表現出來，則不得而知。若能尋得一適當之中間寄主和適合的傳遞不稔物質之方法，則雄不稔系統之產生將不須再經多次而費時的回交育種。

表 12. 由葉蟬傳遞雄不稔細胞物質之水稻結實率頻度表

Table 12. The frequency distribution of spikelet fertility of rice after inoculation feeding by *Nephotettix cinticeps* and *N. nigropictus* which acquisition-fed the MS plants

品種 Entry	結實率 (%) Percentage of seed-setting											計 Total	平均 Mean %
	0	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95		
TNG61				1	1	1	3	9	15	52	35	117	87.3
				(1)	(1)			(2)		(1)	(3)	(8)	(71.1)
TNG61MS	4	17	6	8	3	2	1					41	19.8
TC65								5	9	31	12	57	88.9
TC65MS	21	11	2									34	5.6

參 考 文 獻

1. Alam, S. and P. C. Sandal. 1967. Cyto-histological investigations of pollen abortion in male-sterile Sudangrass. Crop Sci. 7 : 587-589.
2. Borovskij, M. I. 1969. The question of transmitting characteristics of pollen sterility from certain maize forms to others by non-sexual means. Pl. Breed. Abstr. 39 : 2322.
3. Brooks, M. W. , J. S. Brooks and L. Chien. 1966. The anther tapetum in cytoplasmic-genetic male sterile Sorghum. Amer. J. Bot. 53 : 902-908.
4. Caviness, C. E. and B. L. Fagala. 1973. Influence of temperature on a partially Male-sterile Soybean Strain, Crop Sci. 13 : 503-504.
5. Chu. Y. E. and C. Shinjyo. 1973. Genetic , cytologic and enzymatic studies on cytoplasmic male sterility in cultivated rice. Proc. XIII Int. Cong. Genet. Vol. 74 (supple) No. 2, part 2 : 48-49. (in Japanese)
6. Cleij, G. 1967. Influencing of the cytoplasmic male sterility and fertility inBeets. Euphytica 16 : 23 -28.
7. Corbett, M. K. and Edwardson , J. R. 1964. Inter-graft transmission of cytoplasmic male sterility. Nature 201 : 847-848.
8. Cortessi, H. A. 1967. Investigation made into male sterile beets. Euphytica 16 : 425-432.
9. Curtis, G. I. 1967. Graft-transmission of male sterility in sugar beet (*Beta. Vulgaris* L.) , Euphytica 16 : 419-424.
10. De Vries, A. Ph. and T. S. Ie. 1970. Electron-microscopy on anther tissue and pollen of male sterile and fertile wheat. Euphytica 19 : 103-120.
11. Edwardson, J. R. and Corbett. M. K. 1961. Asexual transmission of cytoplasmic male sterility in Petunia. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 47 : 390-396.
12. Frankel, R. 1956. Graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in Petunia. Science 124 : 684-685.
13. Frankel, R. 1962. Further evidence of graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in Petunia. Genetics 47 : 641-646.
14. Hayase, H. , T. Satake, I. Nishyaima and N. Ito. 1969. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plant. II. The most sensitive stage to cooling and the fertilizing ability of pistils Proc. Crop Sci. Soc. Japan 38 : 706-711. (in English) .
15. Ito, N. , H. Hayase, T. Satake, and I. Nishiyama. 1970. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. III. Male abnormalities at anthesis. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 39 : 60-64. (in English)
16. Iwahori, S. , J. M. Lyons, ad O. E. Smith. 1970. Sex expression in cucumber plants as affected by 2-chloroethylphosphonic acid, ethylene, and growth regulators. Plant Physiol. 46 : 412-415.
17. Joppa, H. A. , F. H. McNeal andJ. R. Walsh. 1966. Pollen and anther develop ment in cytoplasmic male sterile wheat *Triticum aestivum* L. Crop Sci. 6 : 296-297.
18. Lacadena, J. R. 1968. Hybrid wheat. VII . Tests on the transmission of cytoplasmicmale sterility in wheat by embryo-endosperm grafting. Euphytica 17 : 439-444.
19. Lin, S. S. 1973. Low temperature induced floret sterility in Rice (*Oryza Sativa* L.) Ph . D. Dissertation. Department of Agronomy and Range Science. University of California, Davis, California 95616.
20. Matsushima, S. and K. Tsunoda. 1958. XLV. Effects of temperature and its daily range in different

growth-stages upon the growth, grain yield and its constitutional factors in rice plants. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 26 : 243-244. (in Japanese English Summary) .

21. Meer, Q. P. Van Der and Bennekom, J. L. Van. 1969. Effect of temper-ature on the occurence of male sterility in Onion (*Allium cepa* L.) . Euphytica 18 : 389-394.
22. Meer, Q. P. Van Der and Bennekom, J. L. Van. 1970. Failure of graft transmission of male-sterilizing substance in Onion (*Allium cepa* L.) . Euphytica 19 : 430-432.
23. Mian, H. R. , J. Kuspira, G. W. R. Walker and Muntijewerff N. 1974. Histological and cytocheu mical studies on five genetic male-sterile lines of barley (Hordeum vulgare) . Can. J. Ge net. Cytol. 16 : 355-379.
24. Murakami, K. , K. Kawaguchi, and U. Mizushima. 1958. Histochemical anomalies in anther tissues conditions with eference to the intervarietal difference in cold resistance. Jap. J. Breed 8 : 119-127. (in Japanese)
25. Nishiyama, I. 1970. Male sterility caused by cooling treatment at young microspore stage in rice plant. VI. Electron microscopical observations on normal tapetal cells at the critical stage. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 39 : 474-479. (in English) .
26. Ohta, Y. 1968. Effect of virus inoculation and thermoshock treatment on cytoplasmic male sterility in Capsicum. Seiken Zihô 20 : 63-67.
27. Oka, H. T. , and Y. Doida. 1962. Phylogenetic differentiation of curtivated rice. XX. Analysis of the genetic basis of break down in rice. Jap. J. Genet. 37 : 24-35. (in English)
28. Overman, Mary Anndan H. E. Warmke. 1972. Cytoplasmic male sterility in Sorghum : II. Tapetal behavior in fertile and sterile anthers. J. Hered. 63(5) : 227-234.
29. Derez, A. T. , T. T. Chang H. M. Beachell. B. S. Vergara and A. P. Marciano. 1973. Induction of male sterility in rice with Ethrel and RH-531. Sabrao Newsletter 5(2) : 133-139.
30. Rowll. P. L. and D. G. Miller. 1971. Induction of male sterility in wheat with 2-chloroethylphos phonic acid (Ethrel) . Crop Sci. 11 : 629-631.
31. Rudich, J. , N. Kedar, and A. H. Halevy. 1970. Change sex expression and possibilities for F1-hybridseed production in some cucurbits by application of Ethrel and Alar (13-995) . Euphytica 19 : 47-53.
32. Sand, S. A. 1960. Autonomy of cytoplasmic male sterility in grafted scions of tobacco. Science 131 : 665.
33. Satake, T. and H. Hayase1970. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. V. Estimation of pollen developmental stages and the most sensitive stage to coolness. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43 : 31-35. (in English) .
34. Satake, T. and H. Hayase. 1974. Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants. X. A. Secondary sensitive stage at the begvinning of meiosis. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43 : 36-39. (in English)
35. Schooler, A. B. 1967. A form of male sterility n barley hybrids. J. Hered. 58 : 206-211.
36. Shastry. S. V. S . , and R. N. Misra. 1961. Pachytene analysis in *Oryza*. II Sterility in japonica-indica hybrids. Chromosoma 12 : 248-271.
37. Shimizu, M. and K. Kuno. 1967. Some cyto-histological observations on the morphogenetically abnormal rice spikelets caused by a low temperature. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 36 : 489-502. (in Japanese, English summary) .
38. Shimizu, M. and K. Kuno. 1968. Studies on abnormal hypertrophy of tapetum caused by auxin in rice plant, especially in relation to that caused by low temperature Proc. Crop Sci. Soc. Japan 37 : 217-223. (in Japanese, English Summary) .

39. Shinjyo, C. and T. Omura. 1966. Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza Sativa*, L. I. Fertilities of F1, F2 and offsprings obtained from their mutual reciprocal back crosses and segregation of completely male sterile plants. Japan. J. Breed. 16 (separate 1) ：179-180. (in Japanese)

40. Shinjyo, C. 1969. Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza Sativa* L. II. The inheritance of male sterility. Jap. J. Genet. 44(33) ：149-156.

41. Shinjyo, C. 1975. Out crossing rate on cytoplasmic male-sterile plants of rice in the first and second crop seasons in okinawa. Jap. J. Breed. 25 (separate 1) ：143. (in Japanese)

42. Shumway, L. K. and L. F. Bauman. 1966. The effect of hot water treatment, X-ray irradiation and mesocotyle grafting on cytoplasmic male sterility of maize. Crop Sci. 6：341-342.

43. Th, W. Whitaker, and G. W. Bahnn. 1970. Promotion of pistillate flowering in Cucurbita by 2-chloroethylphosphonicacid. Euphytica 19：180-183.

44. Stebbins, G. L. 1958. The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. Adv. in Genet. 9：147-215.

45. Warmke, H. E. and Mary Ann Overman. 1972. Cytoplasmic male sterility in Sorghum：I. Callose behavior in fertile and sterile anthers. . Hered. 63(3) ：103-108.

46. Yamada, I. , N. Enomoto, K. Hozumi, and T. Kusanagi, 1956. On the artifical germination of pollen in rice plants. V. Effect of low temperature on pollen germination at different stages of primordial panicled evelopment. Proc. Crop Sci. Soc, Japan 25-70. (in Japanese, English summary) ,

47 Zeven, A. C. 1967. Transfer and inactivation of male sterility and sources of restorer genes in wheat. Euphytica 16：183-189.

48. 佐竹徹夫。 1974. イネの障害型冷害。<講座作物の形態と機能 15>：農業技術。29：293-297，352-355。

Some properties of cytoplasmic male sterile rice [1]

by Yu-Kuei Cheng and Chen-Seng Huang

Summary

Using Tainung 61 (TNG 61), (ms-boro) rfrf-TNG 61, Taichung 65 (TC 65), (ms-boro) rfrf-TC 65, Tainan 5 (TN 5), (ms-boro) rfrf-TN 5, I-geo-gen (IGG) . F_1 (IGG× TN 5), (ms-boro) IGG, IR-579-48-1-2 (IR 579), and(ms-boro) -IR-579 of rice varieties, the following results were obtained.

1. An observation on chromosomal behavior at meioiss showed that no apparent chromosomal aberrations were associated with cytoplasmic male and hybrid sterilities (about 0-2% of univalent, quadrivalent, anaphase-I bridge and 13 : 11 anaphase-I distribution) .

2. Most of cytoplasmic male sterile lines showed low pollen and spikelet fertilities regardless of temperatures, except TNG 61 MS, TC 65 MS1, IR-579-48-1-2 MS which were partially fertile only at 30/25°C. Bagged panicles produced significantly lower seedset persentage than the unbagged, about 10% in IGG, 7 % in TC 65, 15% in TNG 61 MS, and 10% in IR-579 MS.

3. All entries at 20/15°C in phytotron showed very low pollen and spikelet fertilities (5%) . Temperatures of 30/25°C had a favourable influence on both pollen and spikelet fertilities comparing with 25/20°C. The mean differences of pollen fertility between 30/25°C and 25/20°C were 10%-16% in parents, and 12% in TNG 61 MS, 0% in TC 65 MS. The mean differences of spikelet fertility between the two temperature treatments were 5%-20% in parents, 20% in TNG 61 MS and 3% in TC 65 MS. The effect of temperature on the second season crops showed a similar tendency to that of the first season crops at 30/25°C and 25/20°C, though the effect seemed to be less pronounced.

4. Cytoplasmic male sterile plants and their recurent parents, F_1 and their parents all did not show any distinct abnormality in the tapetal development of pollen sacs at 30/25°C, 25/20°C in phytotron. However, at 20/15°C, various tapetum abnormalities were found in all entries except TC65MS, such as loculi with tapetal hypertrophy, occurence of plasmodium-like maters, tapetum disintegration and aborted pollen. The percentage of abnormal tapetum in the first contraction stage of microspores were 26.3% (in TNG 61) , 20.65% (in F_1) and in the second contraction were 41.5 (in TNG 61), 25.25% (in TNG 61 MS), 25.68% (in TC 65)and 31.47% (in TN 5). Therefore, the sensitive stages to cooling treatment were from the first contraction to the second contraction of the microspores.

5. In pollen germination experiment, pollen grains of all entries could germinate on stigma after self-pollination. The percentage of germination in parents TNG 61 (20.8%) , TC 65 (25.5%) and TN 5 (24%) was higher than their corresponding

1. Contribution No. 847 from the Taiwan Agricultural Research Institute.

cytoplasmic male sterile TNG 61 MS(0-12.6%), TC 65 MS(0-13%), TN 5 MS(12.8-24%) The correlation coefficients between pollen germination and stainable pollen percentage, between pollen germination and spikelet fertility, and between pollen and spikelet fertilities were, 0.72, 0.74 and 0.95 respectively.

6. In thermoshock treatments, neither hot water (60°C) on wet seed nor dry heat on dormant seed caused inactivation of cytoplasmic male sterility. In the inoculation-feeding with leaf hopper which were fed with MS plants, no sterility occurred in the insect-fed fertile entries except one plant of TNG 61 that showed 25-95% seedset percentage The results seem to offer the negative evidences for the inactivation of cytoplasmic male sterility by thermoshocks and of transmission by this type of inoculation feeding.

7. By foliage spraying with two concentrations (3,000, 4,000 ppm) of Ethrel at four growth stages, the favorable stages for producing sterile rice were found to be at booting (10-14 days before heading) and late-booting (5-9 days before heading), that caused about 20-30%reduction in seed settings of the parents and 100% sterility in cytoplasmic male steriles without any significant difference between the two concentrations. The Ethrel treatment also caused some adverse effects on the plant, such as reductions of the number of spikelets per panicle and the height of plants.